ADANSONIA, ser. 2, 14 (1) 5-27, 1974.

LES ORIGINES DES ANGIOSPERMES

(1re Partie)

par A. AUBRÉVILLE

SUMMARY: The high concentration of families of primitive Angiosperm within the tropical region of SE Asia and of the Malay Archipelago has led to a theory suggesting that this region might have been the craddle of Angiosperms, from where they subsequently spread all over the world, as far as palaeogeographical and palaeoclimatological circumstances permitted. A new theory is being proposed considering this region at the most eastern part of Laurasia, as nothing but the remnant (having enjoyed an unchanged tropical climate since the mesozoic period) of a continuous equatorial belt stretching right across Laurasia, from Alaska to the Far East, thus crossing countries nowadays cold or temperate. Tropical Angiosperms originated all along that belt. A move of the whole Pangaea northwards, rotating around an axis located within the Asiatic and Malay region, might have induced the equatorial belt to shift progressively southwards and the revelant floras to migrate accordingly; meanwhile they were exterminated by the cold in their original homes, excepted whitin the axial asiatico-malayan region, which kept its tropical climate and its Laurasian flora as well.

*
* *

Depuis mes essais qui furent publiés dans Adansonia en 1969 **(7)** sur le problème d'ensemble des origines des Angiospermes tropicales, une nouvelle étape importante dans la connaissance de l'histoire de la Terre a été franchie. La théorie de WEGENER que j'estimais alors indispensable au fondement solide de l'histoire des flores tropicales, après avoir été délaissée, a été remise à la lumière, considérablement étendue et modifiée d'ailleurs avec l'appui de faits nouveaux apportés par l'exploration des fonds océaniques et l'estimation chiffrée de leur expansion **(11)**. Cela nous vaut ces nouvelles théories sur les plaques constituant la croûte terrestre qui supportent continents et océans, et dont les déplacements relatifs expliquent aujourd'hui ce qui fut appelé la « dérive des continents » ainsi que la formation des chaînes de montagnes parallèles aux rivages océaniques, etc. De nouvelles bases pour l'histoire des flores ne pouvaient manquer de s'établir. Je trouvai dans le remarquable livre de FLORIN sur la distribution des Conifères dans l'espace et le temps **(5)** des arguments justifiant une nouvelle conception de l'histoire des flores tropicales étayée sur ces théories récentes des géophysiciens et des géologues. Je l'ai exposée dans des notes publiées dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences et dans Adansonia **(14-15)**. Rappelons brièvement ces hypothèses de base.

Les continents, au Permien, étaient réunis en un seul continent, la Pangée, ou en deux plus ou moins séparés par la mer mésogéenne ou Téthys : la Laurasie, au nord, formée de l'Asie, de l'Europe et de l'Amérique du Nord; le Gondwana, au sud, groupant l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, l'Inde péninsulaire, l'Australasie y compris la Nouvelle-Guinée et le continent antarctique. J'ai concrétisé dans un schéma ce que pouvait être cette Pangée permienne, tenant compte de ce que l'on sait aujourd'hui de ces liaisons intercontinentales. La dislocation des continents et la formation des océans qui les séparent aujourd'hui commença à la fin de la période permienne et se poursuivit durant l'ère mésozoïque et jusqu'au début du Tertiaire[1].

Ces conceptions apportent le fondement solide nouveau pour l'histoire des flores angiospermes qui manquait jusqu'alors. La phytogéographie nous montre des distributions très variables des groupes taxonomiques des Angiospermes à la surface de la Terre, tantôt liées à un seul continent; plus souvent on les retrouve partout, souvent encore leurs aires géographiques sont disjointes, parfois étrangement, et séparées par de longs diastémes. Le support géographique désormais admis pouvait être vraisemblablement à la base de toutes les explications chorologiques. La nécessité de liaisons terrestres pour permettre le déplacement des flores était apparue depuis toujours, elle avait conduit à la théorie des ponts intercontinentaux, car celle des transports océaniques à longue distance, s'ils sont vraisemblables ou certains dans des cas particuliers, pouvait difficilement être acceptée dans une explication générale de la distribution des flores.

Ainsi est établi le point de départ physique de la théorie que nous proposons. Les explications particulières à chaque famille doivent tenir compte à la fois de l'histoire hypothétique de la Pangée et de sa dérive du Permien au Tertiaire, et des aires géographiques actuelles. Reconnaissons tout de suite qu'il est une donnée essentielle qui manque pour étayer ces essais de reconstitution, celle des aires paléogéographiques des groupes floristiques. D'immenses progrès sont encore à attendre de la recherche et de la détermination des fossiles des ancêtres des plantes actuelles. Ils font malheureusement grandement défaut aujourd'hui. Heureusement les travaux de FLORIN sur les Conifères dans le temps et l'espace étaient assez avancés et sûrs pour me permettre d'établir les bases de notre hypothèse explicative pour l'histoire des Conifères tropicaux. Ceux-ci qui, curieusement, foisonnent dans les régions du sud-est asiatique (**14-15**), indomalaises et australiennes, ont de nombreux fossiles dans les pays les plus septentrionaux, Alaska, Groenland, Sibérie, Spitzberg et aussi dans des pays à climats tempérés où ils n'existent plus aujourd'hui, Amérique du Nord et Europe. Ce rapprochement m'a paru justifier cette hypothèse que ces fossiles des pays froids ou tempérés d'une flore tropicale étaient des vestiges d'une flore pangéenne de Conifères tropicaux qui avait existé de l'Alaska à l'Indo-

1. Rappelons quelques chiffres parfois cités : début de la formation de l'océan nord atlantique 200 M.A.; séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud 120-150 M.A.; formation du moyen Atlantique 110 M.A.; détachement de l'Inde 40 M.A.; détachement de l'Australie du continent antarctique 40 M.A.

malaisie. Elle persista dans le sud-est asiatique et son prolongement de l'archipel malais parce qu'*elle y vécut toujours sous un climat tropical stable* ressemblant à celui qui y règne aujourd'hui, tandis qu'elle fut balayée en Amérique, en Europe et en Asie septentrionale par des changements climatiques, en rapport évidemment, vu l'étendue considérable des changements, avec de vastes perturbations géographiques.

Si nous revenons aux aires géographiques actuelles des Angiospermes tropicales, c'est-à-dire aux seuls faits connus ou presque, qui nous permettent de fonder des hypothèses sur leur origine et l'histoire éventuelle de leurs migrations depuis le Crétacé, je dois reconnaître les limites de la valeur de nos raisonnements et déductions. D'une part la connaissance des aires actuelles des familles n'est qu'imparfaite et sans doute encore incomplète. D'autre part elles ne coïncident sûrement pas avec leurs aires les plus anciennes, qui nous demeurent le plus souvent inconnues, à la seule exception des familles demeurées dans le sud-est asiatique et la Malaisie, qui ont évolué sur place depuis des temps très anciens, sous climat tropical, Nous pensons que l'aire actuelle asiatique et malaise de celles-ci *n'est qu'une part de l'aire ancienne, vraisemblablement beaucoup plus vaste*, si l'on en juge d'après l'évolution, connue d'après FLORIN, dans le temps et l'espace des Conifères tropicaux qui précédèrent ces Angiospermes primitives.

Nous voulons cependant esquisser leur histoire, limitée dans cette première note aux familles généralement reconnues comme les plus anciennes du Monde végétal actuel, constituant les ordres les plus primitifs des Magnoliales, Laurales et Annonales. Un fait général peut être mis immédiatement en évidence; ces ordres sont presque exclusivement tropicaux; nous reviendrons sur quelques exceptions. C'est un argument qui est apporté à une hypothèse générale évolutive que nous avons proposée ailleurs (7), et qui semble admise aujourd'hui par plusieurs botanistes (VAN STEENIS, TAKHTAJAN (8), AXELROD (9), A.-C. SMITH (13), selon laquelle l'origine des Angiospermes, comme celle des Conifères qui les ont précédés, se place dans la bande tropicale largement comprise. Certaines familles ont évolué et ont migré pour demeurer toujours sous climat tropical, d'autres ont évolué et sont adaptées aujourd'hui aux climats tempérés ou froids. Celles-ci forment aujourd'hui l'ensemble des flores tempérées et froides.

D'après FLORIN, les genres de Conifères tropicaux foisonnent dans la région sud-est asiatique, l'archipel malais et l'Australasie — c'est-à-dire dans une partie de leur aire pangéenne, et plus précisément surtout laurasienne — à l'extrémité Est de la Laurasie. Constatons qu'il en est de même pour les Angiospermes les plus primitives. Cela a été montré par TAKHTAJAN et A.-C. SMITH. Ce dernier (13) en conclut que l'origine des Angiospermes doit être placée dans cette région du Monde.

La figure 1, établie d'après une carte de A.-C. SMITH (13) montre hachuré le domaine pangéen et actuel, tropical et subtropical, des familles considérées comme les plus primitives, d'où elles auraient essaimé dans le monde, les unes par voie terrestre, les autres par transports par voie maritime à longue distance. Les directions possibles des migrations sont indiquées sur la carte. Nous ne nous rallions pas à cette théorie. Nous

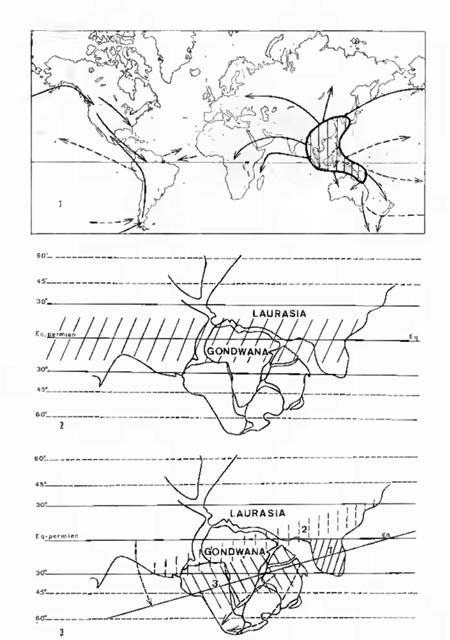


Fig. 1. — Centre d'origine des Angiospermes primitives et leurs hypothétiques routes de migration par voies terrestres (traits pleins) ou par transports à longue distance (traits discontinus). D'après A. C. Smith (1970 et 1973).

Fig. 2. — La Pangée permienne et l'équateur permien. Flore laurasienne primitive.

Fig. 3. — La Pangée après son déplacement d'ensemble vers le nord-est, l'Asie du sud-est et l'archipel malais faisant charnière et demeurant en place. Position relative de l'Équateur. La flèche à gauche indique le sens du déplacement équatorial apparent; les flèches à droite le sens de la migration antarctique de certains groupes floristiques austraux.
1, Flore laurasienne primitive; **2**, Vestiges de la flore laurasienne; **3**, Flore gondwanienne.

ne pouvons concevoir que le centre d'origine des familles angiospermes les plus primitives soit uniquement cette aire orientale où effectivement elles sont aujourd'hui encore particulièrement abondamment représentées, par raison d'analogie avec les Conifères tropicaux, qui eux aussi proliférèrent dans la même région orientale mais qui incontestablement existaient aussi dans la Pangée, dans les zones septentrionales aujourd'hui froides ou tempérées de l'Alaska au Spitzberg, Groenland et Sibérie, d'où ils ont aujourd'hui disparu. Pourquoi *a priori* les Angiospermes les plus primitives succédant aux Conifères n'auraient-elles pas eu une distribution mondiale aussi vaste? En outre, à moins de supposer que toute la Terre ait eu un climat chaud au Mésozoïque, ce qui nous paraît invraisemblable car la distribution des températures à sa surface se fit toujours d'après un gradient diminuant de l'équateur aux pôles, il est inconcevable qu'une flore physiologiquement tropicale ait pu migrer impunément dans les régions arctiques et antarctiques les plus froides comme il est proposé dans la carte de A.-C. SMITH.

Refusant donc un centre d'origine unique des Angiospermes primitives, nous préférons concevoir des origines polytopiques, et sans doute aussi des origines polyphylétiques, dans toute la bande tropicale qui exista de tout temps, à l'intérieur de laquelle purent se faire des migrations liées à la configuration géographique changeante au cours des époques ainsi que des évolutions indépendantes des phylums.

Pour nous, la flore primitive des Angiospermes tropicales s'étendit sur tous les territoires considérables de la Laurasie tropicale, les unes s'étendant dans toute la bande, d'autres ayant des domaines plus restreints, les uns plus occidentaux, les autres plus orientaux, d'autres plus centraux. Toutes ensemble elles constituaient la flore laurasienne primitive.

Si notre hypothèse d'une origine laurasienne étendue des familles vivantes d'Angiospermes primitives est admise, il en découle la nécessité d'autres hypothèses géophysiques. A l'exception de l'extrême est-asiatique, toutes ces familles ont disparu des territoires septentrionaux qui formaient la Laurasie. Cela implique évidemment un déplacement de la bande équatoriale où elles vivaient à leur origine, jusqu'à l'emplacement de la bande équatoriale actuelle, déplacement qui nécessairement s'effectua du nord vers le sud par *pivotement autour d'une charnière approximativement fixe, précisément à placer vers l'Asie du sud-est et la Malaisie*. Si on admet que la position des pôles n'a pas changé, cela implique un déplacement d'ensemble de la Pangée vers le nord-est. Depuis qu'il est admis que les continents et les plaques qui les supportent se sont déplacés et se déplacent à la surface de la Terre, des déplacements d'ensemble de la Pangée ne sont pas invraisemblables. Aux géophysiciens et géologues de les déceler physiquement. Mais rappelons que les arguments tirés de l'évolution de la distribution géographique des groupes floristiques ont leur valeur propre, dont il convient de tenir compte pour une théorie explicative, dans la mesure où ils ne sont pas en contradiction avec les données de la géophysique présentes et futures.

Après ces considérations de méthodologie générale, nous précisons

comment nous envisageons les grandes lignes du déplacement des familles appartenant aux ordres les plus primitifs, objet de cette première étude,

Le croquis de la figure 2, tiré d'une note précédente (16), indique la ligne hypothétique d'un équateur permien et la bande tropicale correspondante, traversant l'Amérique du Nord, — celle-ci déplacée vers le sud-ouest par rapport à sa position actuelle, — l'Europe, le nord de l'Afrique, l'Inde encore soudée au continent africain, l'Asie du sud-est et la Malaisie. Cette bande comprendrait sensiblement la Mésogée hypothétique qui sépara la Laurasie du Gondwana, voie maritime par ailleurs utile pour expliquer certains déplacements floristiques liés aux rivages et aux secteurs maritimes. Dans cette bande nous retrouvons évidemment le pays extrême oriental des familles encore abondamment représentées du sud de la Chine à l'archipel malais. Nous croyons que les souches des plus anciennes familles tropicales auxquelles nous nous intéressons existaient déjà dans toute cette bande laurasienne de l'Alaska à la Malaisie.

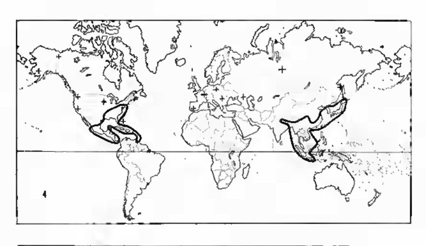
Sur le croquis nº 3 est placé — simplement pour concrétiser les situations — un équateur crétacé après le déplacement supposé de la Pangée vers le NE, avec la bande bioclimatique équatoriale correspondante. *L'extrême sud-est laurasien demeure toujours le domaine de la flore laurasienne primitive restée sur place.* Une flore nouvelle proprement gondwanienne s'établit et règne alors en Amérique du sud, en Afrique centrale, dans l'Inde et partiellement en Australie dans toutes les contrées devenues équatoriales. Au nord de l'Amérique du Sud et en Afrique septentrionale persistent des fossiles et même quelques restes vivants de la flore laurasienne, ceux-ci fixés et non entraînés dans son déplacement vers le sud.

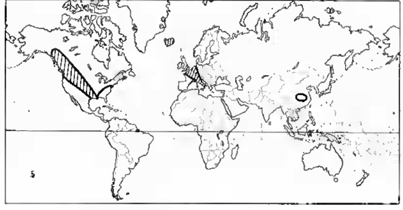
La flore gondwanienne australasienne tropicale (Australie et Nouvelle-Guinée) née dans l'est équatorial du Gondwana put aussi se déplacer vers les territoires de l'Australasie méridionale, du continent antarctique, de l'Afrique du Sud et de l'Amérique du Sud. Cette voie sera celle suivie par plusieurs groupes floristiques à aires actuellement australes (Types nºs 5-6), de même que plusieurs genres de Conifères et notoirement le genre *Nothofagus* ont suivi cette même voie (5).

Madagascar, probablement située très au nord de sa position actuelle, est alors soudée à l'Afrique et aussi plus ou moins reliée à l'Inde et à l'Australie, ce qui explique certaines affinités floristiques entre ces sous-continents.

Ultérieurement l'Amérique se séparera de l'Afrique, puis nettement plus tard, semble-t-il selon les géographes, l'Inde se dirigera vers la Laurasie pour occuper sa position actuelle; l'Australasie se dégagera et se rapprochera de l'Indo-Malaisie, avec laquelle elle aura des échanges floristiques dès le début du Tertiaire. Le continent antarctique se rapprochera du pôle sud qu'il coiffera finalement de l'inlandsis actuel.

Avant les séparations continentales, les flores auront pu se déplacer dans les bandes tropicales et subtropicales, les familles établies dans le sud-est asiatique et l'archipel malais sont toutes laurasiennes depuis la plus lointaine origine, à l'exception de quelques instrusions de la flore australasienne (surtout de la Nouvelle-Guinée) au Tertiaire, après le rapprochement des deux socles continentaux. Ces mêmes familles laurasiennes





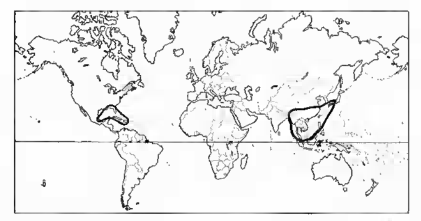


Fig. 4. — Distribution du genre *Magnolia* et emplacement approximatif (+) des gisements fossiles. Type 3.

Fig. 5. — Distribution du genre *Liriodendron* et aires des gisements fossiles, hachurées, en Amérique du Nord depuis le Cénomanien et en Europe depuis la fin du Crétacé. Type 3.

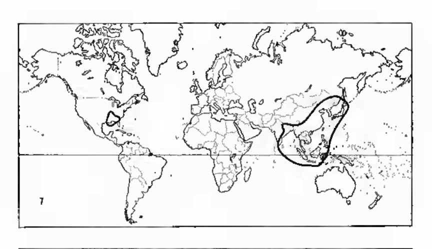
Fig. 6. — Distribution du genre *Illicium* d'après HUTCHINSON. Type 3.

sont souvent présentes en Afrique et en Amérique du Sud en mélange avec la nouvelle flore gondwanienne. Mais elles ont pu évoluer dans le Gondwana et se différencier plus ou moins de celles qui ont survécu en place dans l'aire extrême orientale asiatico-malaise, d'autant plus que leurs aires ont été depuis longtemps physiquement isolées les unes des autres par les mers et les déserts. Il en résulte que l'on peut trouver aujourd'hui dans la même famille des lignées phylétiques, à l'échelle des genres, les unes laurasiennes, d'autres gondwaniennes, sans doute proches mais différentes en Afrique, en Amérique, et en Asie, les lignées est-asiatiques étant en principe les plus primitives. C'est ce que nous croyons avoir mis en lumière à propos de notre étude phylétique de la famille pantropicale des Sapotacées (11) où nous avons distingué lignées phylétiques de l'Asie du sud-est et lignées phylétiques africaines par exemple. Par ailleurs, bien que les deux continents Amérique du Sud et Afrique fussent longtemps soudés, leur séparation a eu pour effet évolutif de séparer dans l'un et l'autre des lignées phylétiques parfois très affines, mais cependant distinctes. Un seul genre sur les quelque 120 genres de la famille, *Manilkara*, à la vaste expansion mondiale, est commun à tous les continents.

Lors du déplacement d'ensemble ultérieur vers le sud-est de cette bande équatoriale consécutive au déplacement réel de la Pangée vers le nord-est, *la région sud-est asiatique faisant charnière*, toutes les familles laurasiennes suivirent vers le sud, chacune de leurs divisions fragmentaires suivant sa propre voie en fonction des possibilités de migrations. C'est ainsi que l'Amérique du Sud tropicale fut peuplée de groupes laurasiens venant de l'Amérique du Nord, de même la flore laurasienne de l'Europe et de l'Afrique septentrionale envahit l'Afrique centrale. De cette migration générale subsistent quelques éléments floristiques attachés aujourd'hui encore à des contrées tempérées chaudes. Par exemple chez les Annonacées, famille typiquement — et même exclusivement tropicale sauf ces très rares exceptions — les genres *Asimina* et *Deeringothamnus* aux U.S.A.; chez les Lauracées *Laurus* et 8 genres de l'Amérique du Nord. Citons encore comme trace de la liaison interméditerranéenne Europe-Afrique les fossiles d'Annonacées crétacés et postéocènes trouvés en Égypte ou au Sahara soudanais (CHANDLER, BOUREAU, FRITEL).

L'Amérique du Nord a également conservé d'assez nombreuses Magnoliacées, *Magnolia* et *Liriodendron*, typiquement laurasiennes.

Une flore nouvelle prit naissance et évolua dans cette nouvelle bande tropicale pangéenne qui à l'est de l'Afrique demeura coupée par l'Océan Indien de la flore laurasienne laquelle se maintenait isolée dans le sud-est asiatique et l'archipel malais. C'est cette flore nouvelle répandue au travers du Gondwana, associée vraisemblablement à des éléments laurasiens conservés et modifiés que nous appelons la flore gondwanienne. Elle recouvrait l'Amérique du Sud, l'Afrique centrale, Madagascar, l'Inde et une grande partie de l'Australasie. Certaines fractions migrèrent vers les pointes sud de ces continents. A l'extrême est, des ensembles floristiques australasiens, migrant en direction du sud atteignirent le continent antarctique et, de là, l'extrémité de l'Amérique du Sud, suivant une voie empruntée



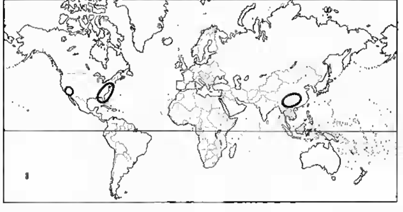




Fig. 7. — Distribution de la famille des Schizandracées. Type 3.

Fig. 8. — Distribution de la famille des Calycanthracées d'après HUTCHINSON. Type 3.

Fig. 9. — Distribution des Atherospermatacées (Alliance des Monimiacées) d'après A. C. SMITH. Type 5. Manque la petite aire du genre *Laurelia* à la pointe extrême sud de l'Amérique du Sud.

également par des genres de Conifères australs, *Araucaria*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, et rappelons-le, par le genre *Nothofagus*.

1. DES ORDRES GÉNÉRALEMENT CONSIDÉRÉS COMME LES PLUS PRIMITIFS : MAGNOLIALES, LAURALES, ANNONALES

Nous avons groupé entre 8 séries biogéographiques numérotées les aires des familles ou groupes floristiques les plus anciens. La récapitulation des 8 types est placée vers la fin de cette note.

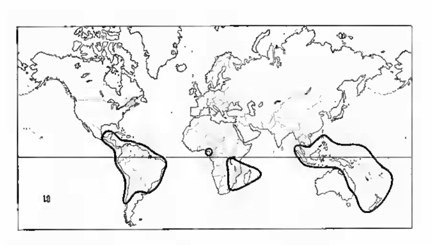
1. Nous avons dit que la flore laurasienne avait laissé en place dans sa grande migration vers le sud, certains vestiges qui sont aujourd'hui intégrés dans la flore tempérée. Nous pourrons citer des tribus de Rosacées (Maloïdées, Rosoïdées, Prunoïdées), des Césalpiniées (genres *Gleditschia*, *Gymnocladus*, *Cercis*). Ce genre *Cercis* est remarquablement représentatif de l'ancienne flore laurasienne demeurée en place. Son aire actuelle est disjointe entre les U.S.A., la Méditerranée de la France méridionale à la Grèce, la Turquie, l'Asie centrale et la Chine. Un autre genre de Papilionées, *Cladratis*, à son aire disjointe des U.S.A. à la Chine et au Japon.

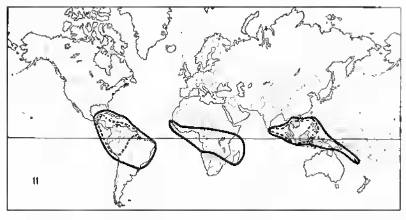
2. La région asiatique et malaise extrême-orientale a conservé son ancienne flore laurasienne : Trochodendracées, de l'Himalaya au Japon; Cercidiphyllacées, Japon; Myristicacées (*partim*), Dilléniées de la famille des Dilléniacées; partie très importante de la famille des Annonacées comptant de nombreux genres endémiques (3 grands genres qui sont communs avec l'Afrique et 2 genres remarquablement panéquatoriaux, *Xylopia*, *Anaxagorea*, sont cités dans le type 4).

La famille des Myristicacées est à nette prépondérance malaise et donc laurasienne (4 g., 180 sp.). Le genre le plus important (80 sp.), *Myristica*, a son centre d'accumulation en Nouvelle-Guinée et aux Philippines. Plusieurs genres affines se trouvent à Madagascar, en Amérique centrale au sud du Mexique, et dans le nord de l'Amérique du Sud. Les genres de l'Afrique centrale formeraient plutôt une branche gondwanienne.

3. La division en deux aires disjointes, l'une américaine, l'autre est-asiatique, avec une large disjonction africaine, de plusieurs familles d'origine laurasienne est fréquente et remarquable. Ces aires semblent correspondre à deux centres d'origines, l'un centré sur l'Amérique du Nord, l'autre sur l'Europe, l'Afrique septentrionale et l'Asie laurasienne.

Certaines petites aires méditerranéennes ou atlantiques paraissent être les vestiges du déplacement de la flore laurasienne vers le sud. Parmi les Lauracées, les genres : *Laurus*, méditerranéen et atlantique, *Apollonias* (I. Canaries et Madère). D'autres se sont maintenus aux U.S.A. : *Umbellaria*, 1 sp. Californie, Orégon; *Sassafras*, 1 sp. U.S.A., une autre sp. existe en Chine centrale; *Lindera*, 2 sp. U.S.A. de cet important genre de l'Asie





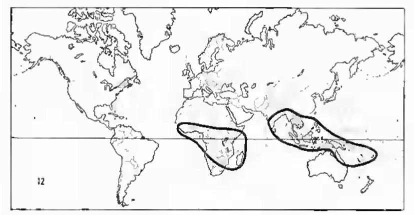


Fig. 10. — Distribution de l'alliance des Monimiacées d'après A. C. Smith. Type 5. Manquent la petite aire du genre *Laurelia* à la pointe sud de l'Amérique du sud et une petite aire entourant l'île de Ceylan

Fig. 11. — Distribution des genres *Xylopia* et *Anaxagorea* (Annonacées) d'après S. Jovet-Ast. Type 4.

Fig. 12. — Distribution du genre *Uvaria* (Annonacées) d'après S. Jovet-Ast. Type 4.

tempérée et subtropicale (60 sp.); *Litsea*, 1 sp. U.S.A., genre asiatique et indomalais (160 sp.); *Persea*, Amérique du Sud, mais 3 sp. U.S.A.; *Ocotea*, U.S.A. (Floride), important genre de l'Amérique du Sud, représenté en Afrique et à Madagascar; *Nectandra* et *Licaria*, genres américains tropicaux multispécifiques, chacun 1 sp. en Floride.

Rentrent dans ce groupe l'ensemble des familles suivantes : Magnoliacées (10 g.), Illiciacées (1 g. proche des Wintéracées), Schizandracées (2 g.), Lauracées (p.), Calycanthacées (2 g.), Césalpiniées (p.).

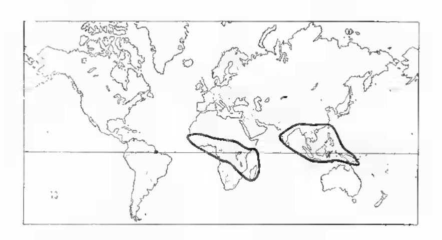
Lorsqu'il existe une documentation paléogéographique, elle permet souvent de fermer le hiatus constaté entre les aires américaines et asiatiques. Parmi les Magnoliacées par exemple, le genre *Magnolia* avait du Crétacé au Pléistocéne une aire couvrant l'Alaska, l'Europe et la Sibérie. Le genre *Liriodendron* qui n'a plus aujourd'hui qu'une petite aire dans l'Est des U.S.A., et une autre en Chine, est connu depuis le Crétacé (Cénomanien) en Amérique du Nord (Canada et U.S.A.) et depuis la fin du Crétacé en Europe.

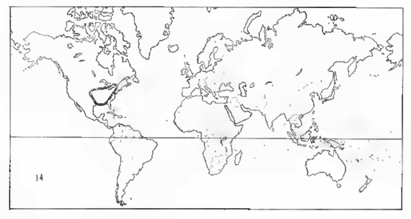
4. Curieuses sont les aires panéquatoriales de certains genres d'Annonacées : genres très voisins, *Xylopia* et *Anaxagorea*, présents de l'Amérique du Sud à la Malaisie, l'un sans disjonction africaine *(Xylopia)*, l'autre absent d'Afrique (*Anaxagorea*). Ce sont de rares témoins de l'antique flore laurasienne, déplacés vers le sud sans avoir beaucoup évolué, à partir de la flore laurasienne de l'Amérique du Nord et de l'Afrique du Nord, tandis qu'ils demeuraient sur place en Indo-Malaisie. Les *Xylopia* ont même pénétré Madagascar, probablement lorsque l'île occupait une position plus septentrionale.

Parmi les Annonacées, hormis ces 2 exemples exceptionnels, il y a d'autres cas de liaison entre des genres africains et des genres indomalais, qui primitivement n'atteignirent pas la flore américaine laurasienne : *Artabotrys*, *Uvaria*, *Polyalthia*. Ces quelques exemples de genres communs à plusieurs continents, trés peu nombreux en regard de l'importance du nombre de genres et de l'expansion tropicale universelle de la famille, permettent de mettre mieux en évidence par contraste son extrême division floristique ainsi que l'endémisme de la plupart des genres, et cela d'autant plus qu'il s'agit d'une famille remarquablement homogéne dans son ensemble. Par ailleurs cette extrême division floristique d'une famille homogène reconnue par tous les monographes de la famille (Fries, Hutchinson, Sinclair, Walker, Diels) garde encore aujourd'hui un certain caractère artificiel qui apparaît lorsqu'on compare entre eux les différents systémes de classification proposés des tribus et des genres, et que ressortissent les diversités d'interprétation pour établir des limites tribales et génériques.

Chez les Lauracées le genre *Beilschmiedia* paraît aussi avoir une aire panéquatoriale, de l'Amérique du Sud, à l'Afrique, Madagascar, l'Indomalaisie et l'Australie, avec une abondance particuliére en espéces africaines.

Le genre *Tetracera* est le seul genre pantropical de la famille des Dilléniacées.





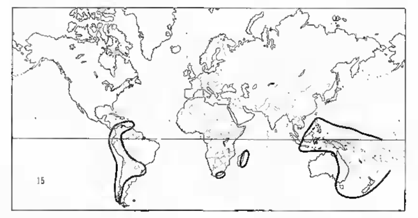


Fig. 13. — Distribution du genre *Artabotrys* (Annonacées) d'après S. JOVET-AST. Type 4.
Fig. 14. — Distribution de l'espèce *Asimina triloba* (Annonacées) d'après T. SCHMUCKER.
Fig. 15. — Distribution des Cunoniacées. Type 5.

5. Les groupes floristiques ici rangés ont une distribution intercontinentale, depuis l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar et s'étendent parfois à l'Australasie. *Ils ne sont pas présents, sauf rares exceptions, en Asie du sud-est.* Il s'agit donc de la flore gondwanienne, pouvant cependant comprendre des éléments d'origine laurasienne.

Cette série compte des familles à aires surtout australes, Monimiacées (*p.*), Lauracées (*p.*), Cunoniacées, auxquelles il faut ajouter des Myristicacées, Rosacées (Chrysobalanées, Hirtellées), Dichapétalacées, la famille australe des Wintéracées proche des Magnoliacées, à disjonction africaine. Le passage du genre *Drimys* (4 sp. américaines) de l'Australasie (Nouvelle Guinée, Australie 35 sp.) au Chili s'est fait, avant la dislocation du Gondwana, par le continent antarctique.

Cinq autres genres sont demeurés exclusivement australasiens de la Nouvelle Guinée à la Nouvelle Calédonie et à la Nouvelle Zélande. La petite famille australe des Lactoridacées, monospécifique, dérivée des Wintéracées, est endémique dans l'île Juan Fernandez au large du Chili.

Le passage antarctique a été suivi par le genre *Laurelia* qui est disloqué entre 1 espèce chilienne et 1 espèce néozélandaise. Il est classé dans le groupe Athérospermatacées (Monimiacées) qui compte en outre 5 genres australasiens.

Chez les Rosacées, le genre austral *Acæna* a son aire découpée en 3 parties : Australie et Nouvelle Zélande, extrémité de l'Afrique du Sud, Amérique du Sud depuis le Cap Horn jusqu'à la Californie.

6. Aucun groupe floristique n'appartient à ce type, parmi ceux qui sont étudiés dans cette première partie.

7. Familles gondwaniennes limitées à un seul continent. Elles ne sont pas représentées dans l'Asie du sud-est ni dans l'archipel malais. Ce sont de petites familles endémiques. En Australasie; Eupomatiacées, Austrobaileyacées (end. Australie), Himantandracées. Au Chili, Gomortégacées.

Il est logique de classer, dans cette série, des tribus extraites de familles à l'aire générale très étendue. Par exemple chez les Dilléniacées, famille pantropicale, la tribu des Délimées (à l'exception du genre pantropical *Tetracera*), 6 g. en Amérique du Sud, Amérique centrale, Antilles et celle gondwanienne des Hibbertiées, 5 g. en Australasie.

De la considérable famille homogène des Annonacées, on peut distinguer ici une seule sous-famille bien définie, les Monodoroïdées africaines et une sous-tribu américaine, les Annoninées de l'Amérique du Sud. Le genre *Annona* sud-américain (110 espèces) offre cependant l'exception de quelques espèces africaines ayant subsisté en Afrique après le détachement de l'Amérique de l'Afrique, ou encore résultant de transports océaniques à travers l'Océan Atlantique (*A. glabra*, espèce américaine des marais de la côte atlantique et des Antilles, se retrouve en Afrique occidentale également dans des marais littoraux). Les *Annona* africains n'appartiennent pas à la flore tropicale humide, mais à celle des steppes et savanes.

8. Nous plaçons ici, à part, la petite famille des Canellacées proche des Annonacées et Myristicacées, en raison de sa distribution très particulière.



Fig. 16. — Distribution des Wintéracées. Type 5, et du genre *Bubbia* (en pointillé) Type 7. d'après HUTCHINSON.

Fig. 17. — Distribution des Cléthracées d'après HUTCHINSON. Type 3.

Fig. 18. — Distribution du genre *Arbutus* d'après JÄGER. Type 3. Les croix désignent approximativement des emplacements de fossiles d'âge miocène à pliocène.

En Amérique, elle est antillaise, touche le sud de la Floride, le Venezuela et vraisemblablement aussi le Brésil. Un large diastème sépare cette aire sud-américaine d'une aire australe est-africaine, comprenant les montagnes de l'Afrique orientale (*Warburgia*) et Madagascar (*Cinnamosma*). Relier Madagascar et les Antilles en contournant par l'Est le continent africain, n'est pas un exemple unique de ce type de distribution qui fait penser à une extension liée à une communication mésogéenne.

*
* *

Le démembrement de la Pangée, donnait ensuite son indépendance d'évolution à toute la flore gondwanienne sur chaque continent. Des liaisons floristiques persistèrent d'un continent à un autre, qui sont décelables encore aujourd'hui, parfois nettement, mais qui ne pouvaient que s'estomper, et même disparaître avec le temps. Le continent antarctique se déplaçait vers le sud. L'Inde se soudait à l'Asie lui apportant des éléments africains. L'Australasie se rapprochait de l'archipel malais au Tertiaire et des échanges pouvaient s'établir entre flore de l'archipel malais et flore australienne. Madagascar se dégageait de l'Afrique et se fixait dans la position plus méridionale qu'elle occupe aujourd'hui.

DISTRIBUTION DES FLORES TROPICALES ET SUBTROPICALES PRIMITIVES

Chorographie

1. Distribution dans les régions tempérées et tempérées chaudes de l'hémisphère Nord et s'étendant parfois à l'Indomalaisie.

2. Distribution boréale centrée sur l'Asie du SE ou (et) la Malaisie :
   a) débordant parfois sur les territoires adjacents de l'Australasie,
   b) s'étendant à l'Europe, l'Amérique et parfois l'Afrique.

3. Distribution en deux aires disjointes l'une américaine, l'autre de l'Asie du sud-est, avec parfois de petites aires reliques méditerranéennes ou atlantiques.

4. Distribution équatoriale de l'Amérique à l'Afrique, à l'Asie du sud-est, la Malaisie, la Nouvelle Calédonie.

5. Distribution pantropicale australe, avec parfois des liaisons par la voie antarctique.

6. Distribution australe, Australasie-Afrique (et Madagascar).

7. Distribution strictement mono-continentale, à l'exclusion de l'Asie du SE

8. Distribution dispersée par aires à caractère relictuel, probablement liées à l'ancienne Mésogée.

Comme on le constatera, les principaux critères de cette classification sont : 1° L'existence de genres reliques dans la zone tempérée boréale,

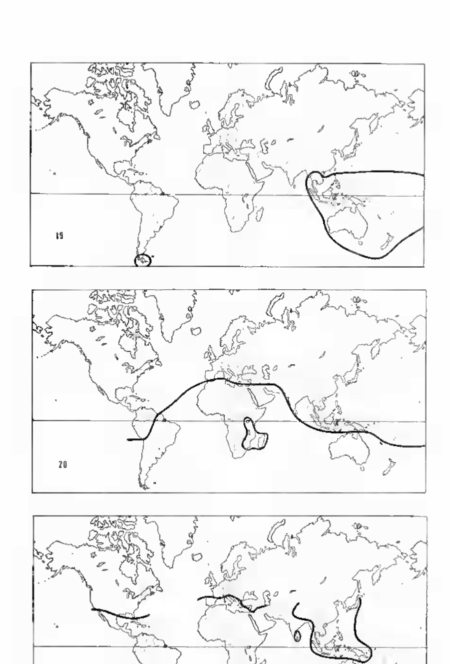


Fig. 19. — Distribution des Epacridacées d'après HUTCHINSON. Type 5.

Fig. 20. — Distribution des Vaccinioïdées. Limite sud du genre *Vaccinium* et aire isolée africaine et malgache. Type 2.

Fig. 21. — Distribution du genre *Rhododendron* d'après GOOD. Type 2.

qui indiquent l'origine laurasienne des groupes floristiques auxquels ils appartiennent. — 2° L'importance donnée à la région Asie du sud-est-Malaisie (*s. lat.*), dont les groupes floristiques appartenant à la flore laurasienne la plus ancienne sont parmi les plus primitifs de la flore tropicale. — 3° Inversement l'absence de la représentation d'un groupe floristique dans cette région indique vraisemblablement son origine ultérieure gondwanienne. — 4° L'existence d'une flore typiquement australe. — 5° Parmi les groupes austraux ceux dont certains éléments passent par le sud de l'Afrique et le continent antarctique. Ce sont des groupes gondwaniens issus de la partie orientale de la Pangée. — 6° La présence fréquente de disjonctions dans les groupes. — 7° L'endémisme continental, ou la distribution pan-continentale.

***

II. — Nous nous proposons maintenant dans une 2e partie d'étudier la chlorologie d'autres familles tropicales ou subtropicales ou même tempérées ayant des prolongements en zone tropicale, sans tenir compte de leur ancienneté phylétique probable, mais dans l'esprit de la théorie que nous avons exposée, c'est-à-dire de rechercher comment par l'application de cette théorie, on peut expliquer la distribution actuelle des familles. Nous commencerons par la famille des Éricacées qui donne l'occasion d'exposer des types particuliers de distribution.

Dans une 3e partie, nous développerons des conclusions critiques générales.

2. ÉRICALES (ÉRICACÉES, ÉPACRIDACÉES, CLÉTHRACÉES)

La classification des Éricacées en sous-familles et tribus et la position systématique de certains genres sont encore assez fluctuantes, selon les auteurs. Néanmoins l'ensemble paraît assez connu, côté systématique et côté phytogéographique pour qu'on puisse l'examiner du point de vue chorologique synthétique qui est le nôtre. La famille (*s. lat.*) des Éricacées à cet égard est particulièrement intéressante parce qu'elle présente des types de distribution originaux.

La petite famille des Cléthracées n'a que deux genres *Clethra* et *Schizocardia*. Le premier (30 sp.) se distribue suivant le type laurasien commun, en deux aires tropicales disjointes, l'une américaine, l'autre de l'Asie du sud-est et de l'archipel malais. La liaison avec l'ancienne aire laurasienne hypothétique est encore marquée par la survie en Amérique du Nord tempérée de 3 espèces dans l'est des U.S.A., et par une espèce perdue dans l'Océan Atlantique (Madère), celle-ci très loin donc des aires américaines et asiatico-malaise. Le deuxième genre, *Schizocardia*, n'a qu'une seule espèce, signalée dans le petit Honduras britannique.

L'importante famille des Épacridacées est, sauf une unique exception, *Styphelia* (subg. *Leucopogon*), exclusivement australe, donc d'origine gondwanienne. On lui rapporte 23 genres d'arbustes et de petits arbres, avec

350 espèces, abondamment réparties en Australie et Nouvelle-Zélande. *Dacrophyllum*, néo-zélandais typique, se trouve aussi en Tasmanie (2 sp.), dans l'Est australien (2 sp.) et en Nouvelle Calédonie (9 sp.). Le genre *Styphelia* le plus riche en espèces (175 sp.) a une considérable extension

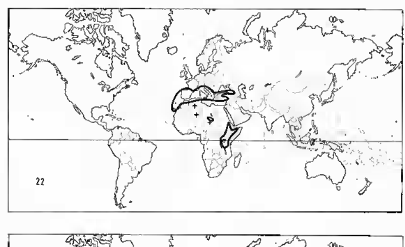




Fig. 22. — Distribution de l'espèce *Erica arborea*, les croix indiquent approximativement des emplacements de pollens. Type 7.

Fig. 23. — Distribution du genre *Pernettya* (Arbutoïdées) d'après HUTCHINSON. Type 5.

puisqu'il dépasse l'équateur au nord (subg. *Leucopogon*); le sous-genre *Cyathodus* se disperse loin dans les îles océaniennes, tandis que le sous-genre *Cyathopsis* est endémique en Nouvelle Calédonie.

La famille est très proche des Éricacées à ce point qu'on peut estimer qu'elles sont des Éricacées australiennes. Plusieurs espèces auraient une origine post-miocène et les genres sont en place au Tertiaire inférieur. Très importante pour la chorologie est la situation géographique du genre

Lebetanthus accroché à l'extrémité de l'Amérique du Sud. Nous y reviendrons à propos des Éricacées africaines.

La famille considérable des Éricacées (*s.l.*) avec 125 genres et 3 500 espèces (Sleumer) est pantropicale et tempérée mais sa distribution est extraordinaire aux échelons des sous-familles. Les Vaccinioïdées (ou Vacciniacées suivant les auteurs) sont principalement du sud-est asiatique et de la Malaisie (*s.l.*). Le genre *Vaccinium* (450 sp.), de l'hémisphère boréal est répandu à profusion en Malaisie (240 sp.), en Asie, au Japon, en Amérique (130 sp. dont 45 aux U.S.A.), mais avec un curieux effacement en Europe (4-6 sp.); Madère (1 sp.).

Plus curieux encore est le débordement du genre en Afrique orientale et à Madagascar (5 sp.) où il est venu d'Europe en suivant les hautes chaînes de montagnes, sans atteindre, semble-t-il, l'Afrique du Sud. Ce type d'aire est évidemment laurasien. Parmi les Vaccinioïdées citons également les genres : *Costera* (9 sp.) de Malaisie; *Agapetes* abondant dans l'Asie du sud-est (80 sp.), mais aussi présent en Australasie (Nouvelle Guinée et pointe NE de l'Australie, 12 sp.), Nouvelle Calédonie (1 sp.), Fidji (1 sp.); *Dimorphanthera* pourrait être gondwanien (Nouvelle Guinée 61 sp., Philippines 2), en raison de sa prolifération néo-guinéenne.

La sous-famille des Rhododendroïdées est également évidemment laurasienne. Le genre *Rhododendron* (700 sp.) a un centre de concentration principal en Asie du sud-est (525 sp.) et un autre dans l'archipel malais et la Nouvelle Guinée (250 sp.). Comme pour le genre *Vaccinium*, la représentation européenne et du Moyen Orient est faible (9 sp.); en Amérique son aire est exclusivement tempérée (25 sp. aux U.S.A.); il n'a pas d'aire africaine.

La sous-famille des Éricoïdées pose d'autres problèmes chorologiques. Fait exceptionnellement constaté, elle est exclusivement européenne et largement africaine. Le genre *Erica* compte 12 espèces en France; son aire s'étend sur l'Europe septentrionale. L'espèce *E. arborea* mérite une attention particulière. Elle est typiquement méditerranéenne, du Portugal à la Turquie occidentale et à l'Afrique du Nord. Elle couvre aussi les îles atlantiques. Comme les Vaccinioïdées, à la faveur des hautes montagnes de l'Afrique orientale, elle s'étend de l'Abyssinie au Tanganyika. Dans sa « descente » apparente vers le sud elle a laissé des relictes dans des montagnes désertiques aux limites de la Lybie et de la République tchadienne, puis de nombreux pollens fossiles répandus au Sahara.

En Afrique les Éricoïdées, toujours sur les montagnes de l'Afrique orientale, sont représentées par 4 genres endémiques (*Agauria*, *Blæria*, *Philippia*, *Ericinella*), certains connus aussi à Madagascar. Plus remarquablement encore des relictes typiques (*Agauria*, *Blæria*, *Philippia*), coiffent les rares très hautes montagnes de l'Afrique occidentale, Mt. Cameroun, Fernando Po; le genre *Blæria* a au surplus été signalé dans le massif du Nimba en Côte d'Ivoire.

Tous ces genres semblent prisonniers, à l'Ouest, de la forêt dense humide guinéo-congolaise, ce qui pose le problème écologique de leur transmission entre sommets très éloignés les uns des autres. Ils se retrouvent jusque

dans l'Afrique du Sud dont ils semblent bien originaires. C'est dans cette Afrique du Sud que va se poser le plus curieux problème. En effet le genre *Erica* pauvre en espèces européennes qui, avec l'espèce *E. arborea* traverse le Sahara et s'épanouit dans les montagnes de l'Abyssinie au Tanganyika, s'épanouit étonnamment et brusquement en Afrique du Sud où on lui attribue des centaines d'espèces.

Ainsi apparaît — d'après ce que l'on en connaît — la situation des Éricoïdées, exceptionnelle parce qu'exclusivement européenne et africaine avec une aire générale nord-sud de l'Europe à la pointe méridionale de l'Afrique, et une aire discontinue en Afrique centrale et occidentale. Deux sens opposés de migrations pour le genre *Erica* s'offrent aux réflexions : l'une du nord vers le sud avec des relictes au nord et une explosion de spéciations à l'extrême sud, dans une sorte d'impasse, l'autre du sud partant d'un centre sud de concentration réel et dirigée vers le nord et l'Europe. Cette seconde hypothèse nous paraît aujourd'hui[1] plus admissible. Nous avons de pareils exemples de migrations dans d'autres familles. Chez les Conifères par exemple nous constatons cette poussée en Afrique (et ailleurs) vers le nord, des *Podocarpus*, genre austral très expansif. Les Éricoïdées seraient gondwaniennes et d'origine australe. Ce qui demeure étonnant c'est cette concentration spécifique à l'extrémité sud de l'Afrique (Madagascar exclue), loin de la bande floristique équatoriale.

Nous suggérons une autre hypothèse. Les Éricoïdées, sous-famille d'origine australe, peuvent être morphologiquement et géographiquement rapprochées des Épacridacées australes. Il n'y a pas d'Éricoïdées en Australasie, il n'y a pas d'Épacridacées en Afrique. S'il y avait eu dans le passé une même souche de ces deux groupes systématiques si affines l'un de l'autre, leur rapprochement donnerait l'explication de ces singularités chorographiques. Or dans notre propos précédent sur les Épacridacées, nous n'avons pas fait allusion, volontairement, au genre *Lebetanthus* rattaché à la famille et qui est endémique à l'extrême pointe de l'Amérique du Sud. Il est l'indice de la liaison très ancienne par la voie antarctique de certains ancêtres des Épacridacées australasiennes avec l'Amérique du Sud. Le jalon qui manque entre l'Australasie et l'Amérique du Sud, pourrait avoir été constitué en Afrique du Sud par les archétypes du genre *Erica*.

Les Arbutoïdées posent d'autres problèmes. Certains genres appartiennent à la flore laurasienne d'origine ; les uns ont une aire américaine et une aire du sud-est asiatique, type commun qui sera celui du genre *Lyonia* (40 sp.) avec de nombreux représentants dans la zone tempérée des U.S.A. (33 sp.); *Arctostaphylos* compte 30 espèces des déserts semi-chauds des U.S.A.; *Leucothoe* et *Gaylussacia* amazoniens ont laissé aussi quelques espèces aux U.S.A.

Quelques genres ont des aires particulières tel *Diphycosia* (97 sp.) qui appartient à l'archipel malais et à la Nouvelle Guinée; *Arbutus* est

1. Nous avons précédemment adopté la première hypothèse (Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde. Adansonia, ser. 2, 9 (2) : fig. 7 et 9 (1969)). Notre présente étude d'ensemble de la chorologie des Éricales nous fait préférablement adopter la seconde.

méditerranéen, des îles Atlantiques, de l'Amérique centrale et de l'Ouest des U.S.A. Des fossiles ont été découverts aux U.S.A. et en Europe non méditerranéenne (Jäger) du Miocène au Pliocène.

Deux genres ont des aires plus difficiles à interpréter. *Pernettya* se partage en 2 aires : l'une américaine en longue bande allant du Cap Horn à l'Amérique centrale, remontant les cordillères, l'autre englobe la Tasmanie et la Nouvelle Zélande. C'est encore la voie antarctique qui peut expliquer cette disjonction australe, et donc l'existence d'un rameau gondwanien où, plus haut déjà, nous avons placé l'origine des Éricoïdées.

L'autre genre, *Gaultheria* (150 sp.) paraît plus complexe *a priori*. Il est abondant en Amérique du Sud (85 sp.) avec 5 espèces relictes aux U.S.A., dans l'archipel malais (24 sp.), en Nouvelle-Guinée, et en Asie du sud-est (32 sp.), distribution générale donc laurasienne. Mais on signale aussi des *Gaultheria* (10 sp.) en Australasie, et en Nouvelle Zélande. Cette centrifugation du genre vers l'hémisphère austral paraît incompréhensible. Mais j'ai noté (Stevens) que 3 espèces de Nouvelle Zélande étaient des *Gaultheria* douteux. La parole est ici aux systématiciens. En attendant des confirmations, il faut reconnaître que *Gaultheria* appartient à la flore laurasienne.

Reconnaissons en conclusion que les Éricales sont surtout caractéristiques de la flore laurasienne, ayant dans le mouvement général de la flore vers le sud, laissé de nombreux représentants en Amérique du Nord tempérée, plus rarement en Europe (Rhododendroïdées, Vaccinioïdées, Arbutoïdées). La disjonction africaine eut été chez les Éricales presque totale si les Éricoïdées gondwaniennes prolongeant l'expansion des Épacridacées, et parties de l'Afrique du Sud, n'eussent détaché quelques genres endémiques sur le continent et n'eussent repoussé les limites de l'espèce *Erica arborea* dans les pays méditerranéens et plus loin encore en Europe occidentale.

Notons enfin que l'écologie pourrait expliquer les remarquables dispersions de certains groupes. Par exemple, chez les *Rhododendron*, les très petites graines seraient aisément dispersées par le vent; chez les Vaccinioïdées beaucoup de petites graines à testa dur, à fruits charnus, seraient propagées par les oiseaux et par de petits animaux.

Bibliographie récente

1. 1942. — Schmucker T. — Silvae Orbis, Berlin.
2. 1952. — Croizat L. — Manuel of Phytogeography, or an account of plant dispersal through the world. W. Junk, La Haye.
3. 1955. — Aubréville A. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C. R. Soc. Biogéo., 42-49.
4. 1959. — Hutchinson J. — The families of Flowering Plants. Dicotyledons I. Clarendon Press, Oxford.
5. 1963. — Florin R. — The distribution of Conifer and Taxad Genera in Time and Space. Acta Hort. Burg., **20**, 4.
6. 1963. — Lourteig A. & Cour P. — Essai sur la distribution géographique des plantes vasculaires de l'archipel de Kerguelen. Com. Nat. Fr. des Recherches Antarctiques : 67-70, 11 cartes.

7. 1969. — AUBRÉVILLE A. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, **9** : 189-247.
8. 1969. — TAKHTAJAN A. — Flowering plants. Origin and dispersal. Traduction par C. JEFFREY, Edinburgh.
9. 1970. — AXELROD D. J. — Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history. The Botanical Review, **36**, 3.
10. 1970. — SCHNELL R. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 2 vol. 951 p., Gauthier-Villars, Paris.
11. 1972. — ROUBAULT M. — La dérive des continents. 1503 p., Presses Univ. France, Paris.
12. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Géophylétique florale des Sapotacées. C. R. Acad. Sc., ser. **D**, **276** : 2641-2644; Adansonia, ser. 2, **13** : 255-271.
13. 1973. — SMITH A. C. — Angiosperm evolution and the relationship of the Floras of Africa and America. Smithsonian Institution Press, Washington.
14. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. C. R. Acad. Sc., ser. **D**, **276** : 717-720; Adansonia, ser. 2, **13** : 5-35.
15. 1973. — AUBRÉVILLE A. — Distribution des Conifères dans la Pangée. Essais. C. R. Acad. Sc., ser. **D**, *276* : 1973-1976; Adansonia, ser. 2, **13** : 125-133.
16. 1974. — AUBRÉVILLE A. — Nouvelle théorie de l'origine polytopique des Angiospermes tropicales. C. R. Acad. Sc. Paris, 245-247.

Laboratoire de Phanérogamie,
Museum, PARIS.